УДК 569.322.2:551.782(477)

# ЛЕТЯГИ РОДА *PLIOPETAURISTA* (MAMMALIA, RODENTIA) НЕОГЕНА УКРАИНЫ

#### М. В. Синипа

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина

Получено 9 ноября 2009 Принято 8 июня 2010

Летяги рода *Pliopetaurista* (Mammalia, Rodentia) неогена Украины. Синица М. В. — Представлены остатки летяг рода *Pliopetaurista* Кгеtzoi, 1962 из восьми поздненеогеновых местонахождений Украины: Грицев, Палиево, Кубанка 2, Новоукраинка 2, Новоелизаветовка 3, Новая Эметовка, Виноградовка 1, Трудомировка. Установлено присутствие четырех видов рода: *P. kollmanni* Daxner-Höck, 2004 (ранний валлезий, MN 9), *P. cf. bressana* Mein, 1970 (ранний туролий, MN 11), *Pliopetaurista* sp. (средний туролий, MN 12), *P. dehneli* (Sulimski, 1964) (поздний туролий — ранний русциний, MN 13—14). Виды *P. moldavensis* Вагапоva et Konkova, 1974 и *P. tatareshtiensis* Lungu et Sushpanov, 1993 рассматриваются в качестве синонимов *P. dehneli*. Остатки описаны и проиллюстрированы. Обсуждается таксономический статус указанных видов.

Ключевые слова: Rodentia, Pliopetaurista, неоген, Украина.

*Pliopetaurista* (Mammalia, Rodentia) from the Neogene of Ukraine. Sinitsa M. V. — The *Pliopetaurista* Kretzoi, 1962 remains from eighth Late Neogene localities in Ukraine — Gritsev, Palievo, Kubanka 2, Novoukrainka 2, Novoelizavetovka 3, Novaya Emetovka, Vinogradovka 1, Trudomirovka — are presented. Four species were identified: *P. kollmanni* Daxner-Höck, 2004 (Early Vallesian, MN 9), *P. cf. bressana* Mein, 1970 (Early Turolian, MN 11), *Pliopetaurista* sp. (Middle Turolian, MN 12), *P. dehneli* (Sulimski, 1964) (Late Turolian — Early Ruscinian, MN 13–14). The spesies *P. moldavensis* Baranova et Konkova, 1974 and *P. tatareshtiensis* Lungu et Sushpanov, 1993 are considered as synonyms *P. dehneli*. The remains are described and illustrated. Taxonomical status of the mentioned species is discussed.

Key words: Rodentia, Pliopetaurista, Neogene, Ukraine.

#### Введение

Костные остатки летяг рода *Pliopetaurista* Kretzoi, 1962 в местонахождениях мелких млекопитающих неогена Евразии относительно немногочисленны. Редкость случаев их массового сохранения во многом предопределяет слабый уровень изученности группы. Сравнительно хорошо известны *Pliopetaurista* Западной и Центральной Европы, откуда описано подавляющее большинство видов рода: *P. kollmanni* Daxner-Höck, 2004 (MN 9–10); *P. bressana* Mein, 1970 (MN 10–11); *P. pliocaenica* (Deperet, 1897) (MN 12–15); *P. dehneli* (Sulimski, 1964) (MN 13–15); *P. raui* Dahlmann, 2001 (MN 15); *P. meini* Black et Kowalski, 1974 (плейстоцен). Виды *P. rugosa* Qiu, 1991 и *P. speciosa* Qiu et Ni, 2006 (MN 13) представляют азиатскую ветвь группы (Qiu, 1991; Qiu, Li, 2008).

Останки крупных *Pliopetaurista* из раннеплиоценовых отложений юга Восточной Европы впервые описаны Г. И. Барановой и Н. И. Коньковой (1974) как новый вид — *P. moldavensis* Вагапоvа et Konkova, 1974. Позже редкие материалы по близким формам отмечались в составе некоторых захоронений мелких млекопитающих русциния и виллания Молдовы (Tátáreşti), Украины (Анастасиевка, Котловина 2) и европейской части России (Урыв) (Баранова, 1975; Топачевский, Несин, 1989; Лунгу, Шушпанов, 1993). Миоценовые представители рода ранее никем не изучались.

В настоящей работе описаны останки летяг рода *Pliopetaurista* из коллекций Национального научноприродоведческого музея НАН Украины (ННПМ), включая материалы из недавно открытых местонахождений Палиево и Кубанка 2.

#### Материал и методы

Весь исследованный материал происходит из нескольких крупных захоронений позвоночных позднего неогена юга Восточной Европы и отражает последовательные этапы эволюции группы, начиная с раннего валлезия (МN 9) по ранний русциний включительно (МN 14). Описанные остатки хранятся в фондах ННПМ под коллекционными номерами NMNH-P 22-2668-2581 (Грицев), NMNH-P Plv-01-02 (Палиево), NMNH-P Kbn-2-01 (Кубанка 2), NMNH-38-1868 (Новоукраинка 2), NMNH-P 43-2729, 43-2730 (Новоелизаветовка 3), NMNH-P 41-2230 (Виноградовка 1) и NMNH-P 41-2231 (Трудомировка).

Номенклатура элементов жевательной поверхности щечных зубов принята в соответствии с унифицированной схемой (Casanovas-Villar, 2007). Дополнительно введены обозначения передней и задней наружной синклинальных складок нижних зубов, обозначенные соответственно как антеросинусид (по: Mein, 1970) и постфлексид (по: Sulimski, 1964).

Измерения зубов производили при помощи окуляр-микрометра с точностью до 0,01 мм в соответствии с общепринятой схемой промеров (Casanovas-Villar, 2007).

Рисунки выполнены автором с использованием рисовального аппарата «Wild TYP 308700» к стереомикроскопу «Wild M3C». Изображения зубов представлены со стороны жевательной поверхности, кроме случаев, когда это оговорено специально.

Последовательность и объем стратиграфических подразделений приняты согласно региональной стратиграфической схеме верхнего неогена юго-восточной части Европы (Nesin, Nadachowski, 2001).

#### Систематическая часть

Семейство SCIURIDAE Fisher de Waldheim, 1817

Подсемейство PTEROMYINAE Brandt, 1855

Род *Pliopetaurista* Kretzoi, 1962

Pliopetaurista kollmanni Daxner-Höck, 2004

Материал. Два правых P4 (NMNH-P 22-2568; 22-2569), один левый M1 (NMNH-P 22-2581), два правых M3 (NMNH-P 22-2570; 22-2571), один левый р4 (NMNH-P 22-2572), один правый и один левый m1 (NMNH-P 22-2573; 22-2574), один правый и два левых m2 (NMNH-P 22-2575; 22-2576; 22-2576; 22-2577), два правых и один левый m3 (NMNH-P 22-2578; 22-2579; 22-2580) из Грицева.

Описание. Р4 мелких размеров (L — 1,57; W — 1,82; 1,83 мм; W/L — 86,3) (табл. 1). Коронка прямоугольных очертаний, с широкой площадкой парастиля, отделенной глубоким антеросинусом (рис. 1, A, B). Лабиальная ветвь антеролофа консолидирована около крупного антеростиля. Гипокон полностью слит с

Таблица 1. Промеры (мм) щечных зубов *Pliopetaurista kollmanni* из валлезия Европы
Тable 1. Measurements (in mm) of the cheek teeth of *Pliopetaurista kollmanni*, from the Vallesian of Europe

			MN 10				
Признак (	Character)	Götzendorf 1*	Götzendorf 2	Richardhof- Golfplatz	Rudabánya	Грицев (Gritsev)	Richardhof- Wald
P4	L	_	_	1,55	1,73	1,57	_
	W	_	_	1,80	1,75	1,82; 1,83	_
M1	L	1,55; 1,65	_	_	1,58-1,98	1,62	1,50
	W	1,90; 2,00	_	_	1,76-2,13	2,01	2,00
M2	L	1,70	_	_	_	_	1,65
	W	1,85-1,95	_	_	_	_	2,00
M3	L	1,80	_	1,80; 1,85	1,80-2,00	1,76; 1,90	1,65
	W	1,90	_	1,75	1,76-1,98	1,75;1,87	1,80
p4	L	1,80	_	1,55; 1,60	1,48-1,65	1,60	1,60; 1,65
	W	1,65	_	1,40; 1,50	1,43-1,67	1,57	1,45; 1,55
m1	L	1,60-1,70	_	1,70-1,75	1,68-1,95	1,72; 1,73	1,85
	W	1,60-1,65	_	1,70; 1,75	1,75-2,17	1,77; 1,80	1,70
m2	L	1,80	1,80	_	_	1,85-1,87	1,90
	W	1,75	1,75	_	_	1,89-2,05	1,95
m3	L	2,30	2,15	_	_	2,10-2,24	_
	W	2,00	1,87	1,90	_	1,91-2,00	_

<sup>\*</sup> Типовое местонахождение (Type locality).

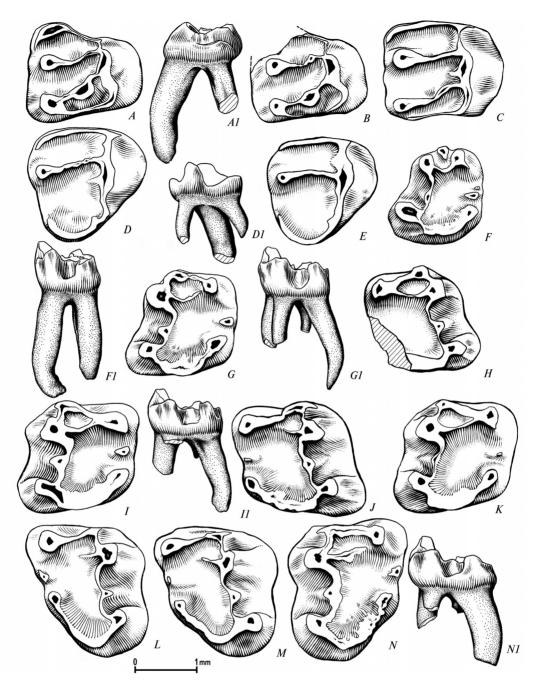


Рис. 1. *Pliopetaurista kollmanni*, Грицев: A — правый P4, NMNH—P 22—2568; A1 — он же, вид спереди; В — правый P4, NMNH—P 22—2569; C — правый M1, NMNH—P 22—2581; D — правый M3 NMNH—P 22—2570; D1 — он же, вид снаружи; E — правый M3, NMNH—P 22—2571; F — левый р4, NMNH—P-22 2572; F1 — он же, вид снаружи; G — левый m1, NMNH—P 22—2574; G1 — он же, вид снаружи; H — правый m1, NMNH—P 22—2573; I — левый m2, NMNH—P 22—2576; I1 — он же, вид снаружи; I — правый m2, NMNH—P 22—2575; I — левый m3, NMNH—P 22—2578; I — правый m3, NMNH—P 22—2579; I — левый m3, NMNH—P 22—2579; I — левый m3, NMNH—P 22—2579; I — правый м3, NMNH—P 22—2579; I — левый м3, NMNH—P 22—2579; I — правый м3, NMNH—P 22—2579; I — левый м3, NMNH—P 22—2579; I

Fig. 1. *Pliopetaurista kollmanni*, Gritsev: A — right P4, NMNH—P 22—2568; AI — the the same tooth, anterior view; B — right P4, NMNH—P 22—2569; C — right M1, NMNH—P 22—2581; D — right M3 NMNH—P 22—2570; DI — the same tooth, buccal view; E — right M3, NMNH—P 22—2571; F — left p4, NMNH—P 22—2572; FI — the same tooth, buccal view; G — left m1, NMNH—P 22—2574; GI — the same tooth, buccal view; H — right m1, NMNH—P 22—2573; I — left m2, NMNH—P 22—2576; II — the same tooth, buccal view; I — right m2, NMNH—P 22—2575; I — left m2, NMNH—P 22—2577; I — right m3, NMNH—P 22—2578; I — left m3, NMNH—P 22—2578; I — right m3, NMNH—P 22—2579; I — left m3, NMNH—P 22—2580; I — the same tooth, buccal view.

протоконом. Бугорки наружного ряда высокие, незначительно отличаются друг от друга по размерам. Хорошо развитые основные поперечные гребни — паралоф и металоф — обеспечивают постоянную связь паракона и метакона с протоконом. Метаконуль крупный, расположен посередине металофа. Так же присутствует протоконуль: его отчетливые следы отмечены на одном экземпляре (NMNH—Р 22—2569). Постеролоф, очевидно, подвержен значительной изменчивости и, в общем, представлен в виде узкого гребня, обрамляющего задний край коронки. Мезостиль отсутствует.

M1 прямоугольных очертаний с уплощенной лабиальной и выпуклой лингвальной стороной (L — 1,62; W — 2,01 мм; W/L — 1,24). Передняя и центральная долинки примерно одинаковой ширины. Узкий и ровный антеролоф полностью окружает переднюю долинку. Протолоф ориентирован параллельно длинной оси коронки. Внутренняя ветвь металофа смещена вперед. Протоконуль отсутствует. Метаконуль в виде едва заметного расширения на лингвальной ветви металофа. Наружная ветвь постеролофа не контактирует с метаконом. Углубления на лингвалном крае коронки, окружающие спереди и сзади основание протокона, умеренно развиты. Стили отсутствуют.

Форма коронки М3 округло-треугольная (L — 1,76; 1,90; W — 1,75; 1,86 мм; W/L — 0,98; 0,99). Антеролоф средних размеров, его наружная ветвь не сливается с основанием паракона. Последний связан с протоконом посредством высокого и узкого паралофа. Металоф в виде едва намеченного короткого гребня, примыкающего к задневнутреннему краю протокона, представлен на одном экземпляре (NMNH—P 22—2570). Углубления лингвальной стенки коронки, окружающие протокон, не достигают степени развития, характерной для более эволюционированных видов рода.

Коронка р4 слабо моляризирована, треугольно-трапециевидная вследствие незначительного расширения тригонида (L-1,60; W-1,57 мм; W/L-0,98). Передняя пара основных бугорков значительно выше бугорков талонида. Антероконулид крупный. Дугообразный металофид полностью разделяет углубления передней и центральной долинок. Мезостилид представлен двумя соседствующими бугорками, четко отделенными от метаконида и энтоконида. Эмалевый слой, выстилающий дно углубления талонида, как и на большинстве других нижнечелюстных зубов, неровный. Мезоконид присутствует. Широкий постеролофид полностью огибает сзади углубление талонида и сливается с энтоконидом. Корневая система зуба, судя по единственному экземпляру (NMNH—P 22—2572), представлена двумя хорошо развитыми корнями: массивным задним и несколько более узким, но длинным, передним.

Жевательная поверхность m1 (L - 1,72; 1,73; W - 1,77; 1,80 мм; W/L - 1,01-1,05) напоминает таковую предыдущего зуба, от которой отличается сильнее выраженной степенью моляризации и постоянным наличием антеролофида, связывающего крупный антероконулид с протоконидом и метаконидом. Тригонид заметно выше талонида. Связь антероконулида с метаконидом появляется только на достаточно стертых молярах. Мезоконид крупный. Устье центросинусида содержит массивный мезостилид.

Второй нижний моляр (m2) несколько крупнее, чем m1 (L - 1,85-1,87; W - 1,89-2,05 мм; W/L - 1,02-1,10). Тригонид и талонид примерно одинаковой ширины. Антеролофид, увенчанный антероконулидом, полностью огибает спереди углубление передней долинки, которая замкнута в марку. Антеросинусид глубокий. Массивный мезоконид занимает срединное положение на гребне эктолофида. Мезостилид хорошо развит.

Коронка m3 умеренно вытянута (L — 2,10—2,24; W — 1,91—2,00 мм; W/L — 0,89—0,93). Гребень антеролофида, как и на предыдущем моляре, ограничивает

спереди углубление передней долинки; он заходит на лабиальную сторону коронки, формируя глубокий антеросинусид. Углубления тригонида и талонида слиты. Низкий мезостилид сближен с основанием метаконида. Постеролофид слит с энтоконидом. Углубление постфлексида едва намечено. Корневая система зуба типичного для представителей рода строения, т. е. сформирована четырьмя четко дифференцированными корнями.

Сравнение. Мелкая примитивная летяга из Грицева вплоть до незначительных деталей морфологического строения сходна с *P. kollmanni* из валлезия Венского бассейна (включая типовую серию из Götzendorf 1). Вероятно, размеры зубов в среднем несколько крупнее, чем у экземпляров из местонахождений Götzendorf 1, Götzendorf 2, Richardhof-Golfplatz (MN 9), Richardhof-Wald (MN 10) и мельче таковых из Rudabánya (Daxner-Höck, 2004; Kretzoi, Feifar, 2004). От последних останки из Грицева также отличаются значительно более крупными размерами антеростиля и метаконуля P4, сильнее выраженными энтоконидом и мезостилидом m3. Некоторые отличия наблюдаются также при сопоставлении очертаний жевательной поверхности M3.

Вид *P. kollmanni* по мнению G. Daxner-Höck (2004), характеризует наиболее ранние этапы эволюции рода, предшествующие появлению в позднем валлезии первых *P. bressana*. Достоверные остатки *P. kollmanni* известны из местонахождений зон MN 9 (Götzendorf 1–2, Richardhof-Golfplatz) и MN 10 (Richardhof-Wald) Венского и Паннонского (Rudabánya) бассейнов (Bernor et al., 2002). Материалы из Грицева существенно расширяют географический ареал распространения вида на восток. Не исключено, что при дальнейшем изучении валлезийских фаун и корелляции миоценовых отложений Центральной и Восточной Паратетиды, летяги из Грицева будут претендовать на место древнейших известных представителей данного вида.

Геологический возраст и распространение. Поздний миоцен, ранний валлезий (MN 9), континентальные аналоги среднего сармата Запада Украины.

#### Pliopetaurista cf. bressana Mein. 1970

Материал. Левый М1 (NMNH-P Plv-01) и правый m1 (NMNH-P Plv-02) из Палиево; правый m3 (NMNH-P Kbn-2-01) из Кубанки 2 (нижний костеносный слой).

Описание. Изолированный М1 плохой сохранности. Отсутствуют корни и лингвальный край коронки (рис. 2, A). Размеры небольшие ( $L-1,82\,\mathrm{mm}$ ) (табл. 2). Сохранившаяся часть зуба прямоугольная с уплощенными передним и задним краями. Бугорки и гребни жевательной поверхности низкие и сглаженные. Паракон и метакон приблизительно одинаковой высоты. Крупный метаконуль соединяется с постеролофом. Протолоф ориентирован строго поперек коронки. Лингвальная ветвь металофа скошена вперед. Постеролоф несколько уступает по ширине и высоте антеролофу. Постеролингвальный флексус замкнут в марку. Углубления на лингвальной стороне зуба, окружающие основание протокона, умеренно развиты.

Первый нижний моляр (m1) небольших размеров (L - 2,01; W - 2,02 мм; W/L - 1,00). Бугорки тригонидного отдела лишь слегка выше бугорков талонида. Металофид отсутствует, из-за чего углубления передней и центральной долинок полностью слиты. Широкий антеролофид резко выдается вперед по отношению к переднему краю коронки. Его выступающий край увенчан небольшим антероконулидным расширением. Мезостилид примерно вдвое меньше метаконида. Связь указанных бугорков, очевидно, не прерывается на всех стадиях стертости зуба. Эктолофид в своей средней части несет хорошо выраженный мезоконид. Постеролофид полностью ограничивает задний край коронки. Ширина гребня примерно сопоставима с шириной эктолофида. Постфлексид в виде неглубокой

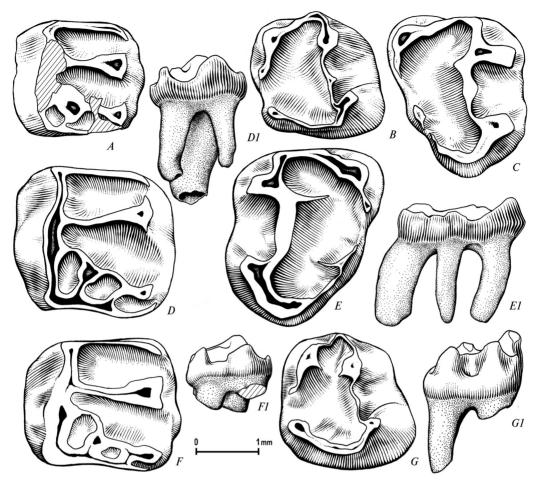


Рис. 2. *Pliopetaurista cf. bressana*, Палиево: A — левый М1, NMNH—P Plv—01; B — правый м1, NMNH—P Plv—02; Кубанка: C — правый м3, NMNH—P Kbn (2)-01, вид сверху. *Pliopetaurista* sp., Новоелизаветовка 3: D — левый М2, NMNH—P 43—2729; DI — он же, вид снаружи; E — левый м3, NMNH—P 43—2730; EI — он же, вид снаружи. Новоукраинка 2: F — левый М2, NMNH—P 38—1868, FI — он же, вид снаружи. Новая Эметовка 2 (верхний слой): G — правый р4, GI — он же, вид снаружи.

Fig. 2. Pliopetaurista cf. bressana, Palievo: A — left M1, NMNH—P Plv—01; B — right m1, NMNH—P Plv—02; Kubanka: C — right m3, NMNH—P Kbn (2)-01, Pliopetaurista sp., Novoelizavetovka 3: D — left M2, NMNH—P 43—2729; DI — the same tooth, buccal view; E — left m3, NMNH—P 43—2730, EI — the same tooth, buccal view. Novoukrainka 2: F — left M2, NMNH—P 38—1868, FI — the same tooth, buccal view. Novaya Emetovka 2 (Upper layer): G — right p4, GI — the same tooth, buccal view.

бороздки, пересекающей задний край коронки. Эмаль, выстилающая дно углублений тригонида и талонида, гладкая.

Изолированный m3 из Кубанки 2 относительно небольшой (L-2,40; W-2,02 мм; W/L-0,84). Форма коронки напоминает прямоугольный треугольник вследствие уплощения передней и лабиальной стенок. Металофид отсутствует. Едва намеченный в виде низкого гребня мезостилид полностью слит с задней частью метаконида. Антеросинусид глубоко вдается в передневнутренний край антеролофида. Мезоконид крупный. Постфлексид почти не различим. Постеролофид серповидный, не контактирует с энтоконидом. Зуб четырехкорневой.

Сравнение. Описанные останки летяг из нижнего туролия Палиево и Кубанки принадлежат мелким представителям рода *Pliopetaurista*. К этой сборной группе относятся два миоценовых вида: *P. kollmanni* и *P. bressana*. Присутствие метаконуля и добавочных лофулий на M1, несколько более крупные абсолютные

Таблица 2. Промеры (мм) щечных зубов	Pliopetaurista	bressana из	позднего	валлезия	и раннего	туролия
Европы						

Table 2. Measurements (in mm) of the cheek teeth of *Pliopetaurista bressana* from the Late Vallesian and Early Turolian of Europe

Ппи	знак	MN 10		MN 11							
(Character)		Soblay <sup>1</sup>	Schernham	Kohfidisch	Eichkogel	Dorn- Dürkheim	Палиево (Palievo)	Кубанка 2 (Kubanka 2)			
P4	L	_	1,65-1,80	1,70-1,95	2,06	_	_	_			
	W	_	1,85-1,95	1,75-1,95	2,00	_	_	_			
M1	L	1,66-1,90	1,75-1,85	1,65-1,90	1,69	_	1,82	_			
	W	1,81-1,83	1,90-2,00	2,00-2,10	2,13	_	2,01 ?	_			
M2	L	1,83	1,90-1,95	1,75-1,95	1,81-1,93	_	_	_			
	W	1,83	2,00-2,05	2,00-2,15	1,94-2,19	_	_	_			
M3	L	_	1,75-1,80	1,75-1,85	2,06	_	_	_			
	W	_	1,80-1,85	1,90-2,00	_	_	_	_			
p4	L	_	1,75-1,85	_	1,88	1,80	_	_			
	W	_	1,50-1,60	_	1,81	1,64	_	_			
m1	L	1,72-1,88	1,85-1,90	_	1,69	_	2,01	_			
	W	1,98-2,16	1,80-1,85	_	2,13	2,00	2,02	_			
m2	L	_	2,00-2,20	1,80-2,20	1,81-1,93	_	_	_			
	W	_	1,90-2,00	1,80-2,00	1,94-2,13	_	_	_			
m3	L	_	_	2,25-2,35	_	2,32	_	2,40			
	W	_	_	1,90-1,95	_	1,96	_	2,02			

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Типовое местонахождение (Type locality).

размеры, редуцированный металофид m1 и слитый с метаконидом мезостилид отличают моляры из Палиево от одноименных зубов *P. kollmanni*. Принадлежность их к виду *P. bressana* весьма вероятна, хотя и не может быть безоговорочно установлена на столь скудном материале. К тому же, для единственного m1 из Палиево характерен редуцированный металофид, что практически не проявляется на поверхности окклюзии одноименных моляров *P. bressana*. Линейные размеры этого экземпляра, как и m3 из Кубанки, слегка превосходят размеры одноименных моляров *P. bressana* из местонахождений Soblay, Schernham (поздний валлезий, MN 10), Eichkogel, Kohfidisch и Dorn-Dürkheim (ранний туролий, MN 11) (Mein, 1970; Daxner-Höck, 1975, 2004; Bachmayer, Wilson, 1978; Franzen, Storch, 1975).

Геологический возраст и распространение. Поздний миоцен, вторая половина раннего туролия (MN 11b), континентальные аналоги позднего сармата Северного Причерноморья Украины.

## Pliopetaurista sp.

Материал. Левый M2 из Новоукраинки 2 (NMNH-P 38-1868); левый M2 (NMNH-P 43-2729) и левый m3 (NMNH-P 43-2730) из Новоелизаветовки 3 $^*$  Изолированный правый p4 из верхнего слоя гравелитов Новой Эметовки 2.

Описание. Очертания М2 отчетливо прямоугольные (L — 1,92; 2,31; W — 2,33; 2,50 мм; W/L — 1,05; 1,25) (табл. 2). Лингвальный край ровный на всем протяжении, вдается вовнутрь в местах слияния протокона с передним и задним воротничками (рис. 2, D). Паракон заметно массивнее и выше метакона. Присутствует крупный метаконуль, связанный с постеролофидом посредством широкой задней лофулии. Протолоф и особенно металоф ориентированы косо по отношению к поперечной оси коронки. Антеролоф полностью ограничивает

<sup>\*</sup> В. А. Топачевский с соавт. (2000) указывают на присутствие в материалах из Новоелизаветовки 3 четырех моляров *Pliopetaurista* sp. Ознакомление с этими остатками показало, что два зуба (NMNH—P 43—2731; 43—2732) принадлежат не летяге, а крупному беличьему рода *Csakvaromys* Kretzoi, 1951 (*Spermophilinus* de Bruijn et Mein, 1970), вероятно — *C. turolensis* (de Bruijn et Mein, 1970).

спереди антеросинус. Последний несколько превосходит по ширине центральную долинку. Постеролоф широкий и низкий. Его передняя ветвь сливается с металофом, тогда как лабиальная доля гребня, очевидно, не достигает основания метакона, из-за чего постфосета остается открытой вплоть до поздних стадий стертости коронки. На одном экземпляре из Новоукраинки 2 (NMNH—Р 38—1868) присутствует низкий мезостиль. Корней три: массивный внутренний, с которым соседствуют небольшие задненаружный и передненаружный корни.

Коронка р4 средних размеров (L-2,08; W-1,97; W/L-0,95). Талонид ниже и шире тригонида. Узкий антеролофид полностью ограничивает спереди углубление талонида. Антероконулид, металофид и мезоконид отсутствуют. Мезостилид в виде небольшого расширения. Постфлексид умеренно развит. Зуб двукорневой.

Коронка m3 укорочена и слегка сужена сзади (L — 2,71; W — 2,37 мм; W/L — 0,87), очертаниями напоминает m3 P. bressana. Углубления талонида и тригонида сливаются вследствие слабого развития металофа. Широкий антеролофид резко изогнут в области контакта с протоконидом, формируя четко очерченный и глубокий антеросинусид. Мезостилид значительно мельче и ниже метаконида. Эктолофид широкий, без следов мезоконида. Массивный постеролофид полностью сливается с гипоконидом. Углубление постфлексида не выражено. Энтоконид лишь слегка намечен. Указанный бугорок связан с элементами лабиального ряда только посредством передней ветви постеролофида. Гиполофид не распространяется более чем на половину ширины центральной долинки. Корни длинные и массивные, круто изгибаются вовнутрь. Длина задненаружного корня примерно в 3 раза превосходит высоту коронки.

Сравнение. Размеры экземпляров из Новоукраинки 2, Новоелизаветовки 3 и новой Эметовки крупнее, чем у *P. kollmanni* и *P. bressana*, но мельче одноименных зубов геологически более молодых представителей рода — *P. pliocaenica* (Deperet, 1897) и *P. dehneli* (Sulimski, 1964), хотя определенная трансгрессия размерных показателей в сторону последнего вида все же имеет место (табл. 2, 3). Детали морфологического строения жевательной поверхности исследованных экземпляров также демонстрируют промежуточный характер некоторых одонтологических признаков. Обширные центральная долинка и постеролоф M2, а также слабое развитие энтоконида, гиполофида, мезостилида, мезоконида и постфлексида на укороченном m3 — плезиоморфии, отмечаемые у *P. bressana*. В то же время присутствие некоторых апоморфных признаков, таких как хорошо выраженные вогнутости лингвальной стенки M1, крупный метаконуль и металофулия, редуцированный металофид m3, указывают на близость к *P. dehneli*.

В составе микротериокомплексов среднего туролия Центральной и Западной Европы остатки летяг рода *Pliopetaurista* до сих пор не обнаружены, что во многом связано со занчительным перерывом в осадконакоплении, традиционно характеризующим данный стратиграфический промежуток. Редкие находки крупных *P. pliocaenica* известны из отложений MN 13 бассейна Granada (местонахождения Purcal-24A и Purcal-25) на юге Испании (Garcia-Alix et al., 2007).

Из местонахождения Магатела (MN 13) в Греции Н. De Bruijn (1995) описал многочисленную серию зубов *P. dehneli*. По ряду морфологических признаков остатки *Pliopetaurista* sp. из Новоукраинки 2, Новоелизаветовки 3 и Новой Эметовки близки к экземплярам из Магатела. В частности, на m3 обоих видов нередко отсутствуют гиполофид и постфлексид. Заметная разница в размерах не позволяет отождествить останки *Pliopetaurista* sp. из среднего туролия юга Украины с таковыми из Греции (табл. 2, 3). Указанные популяции, вероятно, демонстрируют асинхронные этапы трансформации видов *P. bressana* — *P. dehneli*. Во всяком случае, теоретическая вероятность этого процесса неоднократно обосновывалась (De Bruijn,

1995, 1999; Daxner-Höck, 2004), а реальность существования филетической линии *P. kollmanni* — *P. bressana* — *P. dehneli* практически не вызывает сомнений.

Геологический возраст и распространение. Поздний миоцен, средний туролий (MN 12), континентальные аналоги среднего мэотиса Северного Причерноморья Украины.

# Pliopetaurista dehneli (Sulimski, 1964)

- 1974 Pliopetaurista moldavensis Баранова, Конькова: 93.
- 1975 Pliopetaurista moldavensis Баранова: 98.
- 1989 *Pliopetaurista* sp. Топачевский, : 21, 22.

Материал. Правый m3 (NMNH—P 41—2230) из Виноградовки 1, Фрагмент левой ветви нижней челюсти с полным зубным рядом (p4-m3) и резцом (NMNH—P 41—2231), Трудомировка (Кучурганский гравий).

Описание. Изолированный m3 из верхнего туролия Виноградовки 1 крупный (L-3,41;W-2,47 мм;W/L-72,4) (табл. 3). Очертаниями коронки напоминает одноименные моляры P. dehneli (рис. 3, A). Антеролофид массивный, полностью огибает спереди углубление тригонида и, сливаясь с протоконидом, формирует глубокий антеросинусид. Мезостилид полностью слит с метаконом. Металофид укороченный. Дно центральной долинки в области указанного гребня усложнено неровностями эмали. Энтоконид в виде отдельного бугорка, слитого с бугорками наружного ряда посредствам рельефного гиполофида. Углубление постфлексида отчетливо выражено, хотя в целом не достигает степени развития, характерной для типичных P. dehneli.

Нижняя челюсть из Трудомировки высокая и массивная (длина p4-m3 — 10,09 мм; высота на уровне тригонида m1 — 8,0 мм). Диастема умеренно укорочена (длина — 5,10 мм) и круто изогнута вверх (рис. 3, B). Дорсальный край диастемы формирует резкий киль, ограниченный снаружи продольным углублением. Симфизная бугристость отчетливо выражена. Подбородочное отверстие эллипсовидное, расположено примерно посередине диастемы, ближе к ее заднему

Таблица 3. Промеры (мм) щечных зубов *Pliopetaurista dehneli* из позднего туролия — виллания Европы Table 3. Measurements (in mm) of the cheek teeth of *Pliopetaurista dehneli* from the Late Turolian — Villanian of Europe

		MN 13	MN 13-14	MN	MN 14		MN	16
Признак (Character)		Виноградов- ка 1 (Vino- gradovka 1)	Maramena	Podlesice	Трудомиров- ка (Trudo- mirovka)	Moscovei	Węże 2*	Rębielice Królewskie
P4	L	_	2,27-2,55	_	_	_	2,50-2,80	2,84-3,05
	W	_	2,29-2,55	_	_	_	2,40-2,70	2,61-2,85
M1	L	_	2,05-2,40	2,29	_	_	2,20-2,60	2,36-2,47
	W	_	2,33-2,74	2,41	_	_	2,40-2,60	2,47-2,62
M2	L	_	_	_	_	_	2,40-2,60	_
	W	_	_	_	_	_	2,40-2,70	_
M3	L	_	2,15-2,62		_	_	2,60-2,80	2,67
	W	_	2,15-2,36		_	_	2,30-2,50	2,34
p4	L	_	2,23-2,42	2,24	2,62	2,70	2,30-2,70	2,63
	W	_	1,90-2,20	2,33	2,31	2,40	2,00-2,50	2,37
m1	L	_	2,25-2,53	2,80	2,58	_	2,30-2,80	2,41-2,66
	W	_	2,08-2,74	2,80	2,77	_	2,30-2,70	2,62-2,79
m2	L	_	_	_	2,65	_	2,40-2,80	_
	W	_	_	_	2,94	_	2,40-2,80	_
m3	L	3,41	2,92-3,37	3,09	3,47	_	3,00-3,90	3,39-3,43
	W	2,47	2,17-2,51	2,60	2,63	_	2,20-2,60	2,3-2,43

<sup>\*</sup> Типовое местонахождение (Type locality).

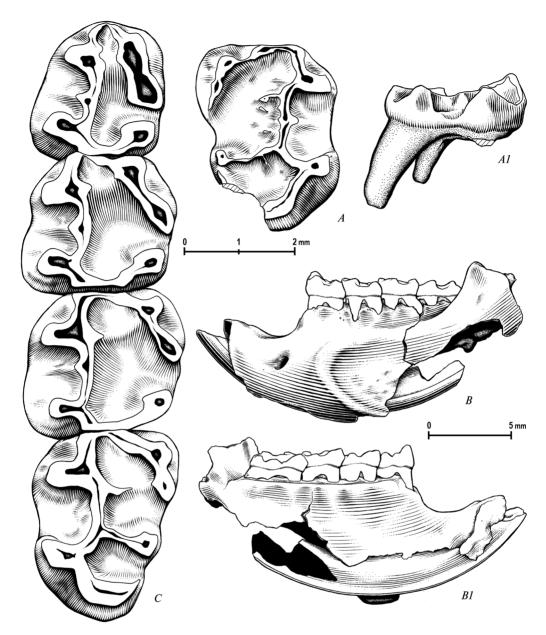


Рис. 3. *Pliopetaurista dehneli*, Виногорадовка 1: A — правый m3, NMNH—P 41—2230, AI — он же, вид снаружи. Трудомировка: левая нижнечелюстная кость с p4-m3 и резцом, NMNH—P 41—2231, вид с наружной (B) и внутренней (BI) сторон; C — зубной ряд.

Fig. 3. Pliopetaurista dehneli, Vinogradovka 1: A — right m3, NMNH—P 41—2230, AI — the same tooth, buccal view. Trudomirovka: left mandible with p4—m3 and incisor, NMNH—P 41—2231, labial (B) and lingual (BI) views; C — complete dentition.

краю. Глубокая массетерная площадка четко обозначена снизу хорошо развитым вентральным массетерным гребнем. Ростральная доля гребня в месте прикрепления апоневроза передней порции внутреннего слоя жевательной мышцы (musculus masseter medialis anterior) слегка расширяется и выдается вперед. Верхний массетерный гребень сглажен. Передний край площадки расположен на уровне талонида р4. Ramus mandibulae берет начало у заднего края m2. Челюстно-подъязычная линия (linea mylohyoidea) и место крепления апоневроза соответствующей мышцы обозначены субмандиблярной ямкой, которая не имеет четких краев на периферии

и распространяется практически по всему внутреннему краю челюсти вплоть до основания диастемы.

Четвертый нижний премоляр относительно крупный (L-2,62;W-2,31 мм; W/L-0,88) (табл. 3). Тригонид примерно вдвое выше талонида. Бугорки тригонидного отдела широко расставлены и рассечены глубокой вырезкой (рис. 3, C). Узкий и сглаженный антеролофид не несет следов антероконулида. Слияние наружной и внутренней ветвей указанного гребня, очевидно, происходит только на поздних стадиях стертости коронки. Металофид отсутствует. Широкий у основания мезостилид полностью сливается с метаконидом. Мезоконид присутствует. Углубление постфлексида едва намечено.

Коронка m1 квадратных очертаний, со слегка суженной передней частью (L-2,58; W-2,77; W/L-1,07). Антеролофид, как и на предыдущем моляре, с почти разобщенными наружной и внутренней ветвью. Углубление антеросинусида слабо выражено. Металофид отсутствует. Ширина мезостилида примерно соответствует ширине метакона. Мезоконид крупный, расположен в средней части эктолофида. Присутствует глубокий и узкий постфлексид.

Очертания коронки m2 близки к прямоугольным (L - 2,65; W - 2,94 мм; W/L - 1,11). Антеролофид полностью окаймляет переднюю долинку. Ширина гребня незначительно изменяется на всем его протяжении. Углубление антеросинусида четко выражено. Металофид отсутствует. Крупный мезостилид каплевидной формы, слит с основанием метаконида. Протоконид примерно вдвое шире гипоконида. Мезоконид расположен в средней части эктолофида, ближе к его переднему концу. Постфлексид четко обозначен на жевательной поверхности зуба.

Третий нижний моляр (m3) крупный и вытянутый, с заостренной задней частью (L - 3,47; W - 2,63; W/L - 75,8). Антеролофид резко изгибается под острым углом вследствие сильного развития антеросинусида. Металофид едва намечен в виде выпячивания на внутренней стенке протоконида. Свободная часть гребня ориентирована в сторону мезостилида, который полностью сливается с метаконидом. Эктолофид занимает срединное положение на жевательной поверхности моляра. Мезоконид отсутствует. Массивный и высокий гиполофид разделяет углубление талонида на две изолированные друг от друга долинки. Постеролофид широкий и укороченный, не контактирует с энтоконидом. Область слияния гребня с задней долей гипоконида содержит обширный постфлексид.

Нижний резец треугольный в сечении (L-2,62; WA -2,17 мм; WA/L-0,83). Поверхность эмалевого слоя слегка выпуклая и гладкая. Корневая часть зуба, судя по всему, берет начало на уровне заднего края m3.

Сравнение. Остатки крупных летяг из Виноградовки 1 и гравелитов правого борта долины р. Кучурган около с. Трудомировка хорошо сопоставимы с одноименными остатками *P. dehneli* из захоронений Анастасиевка (MN 14), Moscovei, Muselievo (MN 15) и Rębielice Królewskie (MN 16), включая типовую серию из Węże 2 (Sulimski, 1964; Black, Kowalski, 1974; Баранова, 1975; Ророv, 2004). Они отличаются от популяций из Maramena (MN 13) и Podlesice (MN 14), главным образом, несколько более крупными размерами (табл. 3) и, в случае с остатками из Магаmena, расширенным в передней части р4, увеличенным мезостилидом и редуцированным металофидом р4-m3, а также сильнее выраженными углублениями антеросинусида и постфлексида.

Судя по всему, изолированный m3 из Виноградовки 1 представляет древнейшие остатки *P. dehneli* на юге Восточной Европы. Древнее могут оказаться только находки проблематичных *Pliopetaurista* из верхнего туролия Лектостратотипа понта в Одессе. Однако крайне неудовлетворительная сохранность этих материалов заставляет усомниться как в их принадлежности к данному виду, так и к роду *Pliopetaurista* (Sinitsa, 2009).

Перечень находок остатков *Pliopetaurista* в кучурганских гравелитах не ограничиваются нижней челюстью, описанной выше. Так, Г. И. Баранова и Н. И. Конькова (1974), а несколько позже Г. И. Баранова (1975), в дополнение к одонтологической характеристике вида *P. moldavensis* Baranova et Konkova, 1974, описали изолированный Р4 и нижнечелюстную кость с m1 из с. Анастасиевки. Также на присутствие остатков *Pliopetaurista* в составе кучурганского микротериокомплекса (Новая Андрияшевка, Гребеники 2) указывали Е. А. Вангенгейм с соавт. (Vangengeim et al., 1995). К сожалению, видовой статус этих находок не был указан.

К виду *Р. dehneli* также относится изолированный m1 из местонахождения Котловина 2 на юге Украины (Топаческий, Несин, 1989). Фауна захоронения традиционно синхронизируется с поздним вилланием, зона MN 17 (Nesin, Nadachovski, 2001). Кроме данного экземпляра никаких остатков летяг в местонахождении Котловина 2 и других близких по возрасту местонахождениях не обнаружено, исходя из чего можно предположить, что он был переотложен из более древних костеносных горизонтов.

Геологический возраст и распространение. Поздний миоцен (поздний туролий, MN 13) — ранний плиоцен (русциний, MN 14), континентальные аналоги верхнего понта и нижнего киммерия Северного Причерноморья Украины.

# Замечания

Родственные связи *Pliopetaurista* с морфологически сходными группами Pteromyinae составляют предмет дискуссии. Большинство авторов весьма обоснованно настаивают на выделении рода *Forsythia* Mein, 1970 в качестве таксона, анцестрального для *Pliopetaurista* (Mein, 1970; De Bruijn, 1995, 1999). Однако эту точку зрения разделяют не все специалисты (Daxner-Höch, 2004), апеллируя к морфологическим отличиям в строении щечных зубов у представителей указанных родов. Видовой состав группы также требует уточнения.

Видовая самостоятельность P. shaubi (Sulimski, 1964), описанного по двум неполным нижним челюстям и серии изолированных зубов из плиоценового захоронения Węże 1 в Польше (русциний, MN 15), неоднократно ставилась под сомнение (Mein, 1970; De Bruijn, 1995). В настоящее время вид P. shaubi включен в синонимику P. dehneli (De Bruijn, 1995).

Вероятно, еще одним младшим синонимом *P. dehneli* является восточно-европейский вид *P. moldavensis*, описанный из плиоценового (русциний) местонахождения Моscovei на юге Молдовы (Баранова, Конькова, 1974). В основу видовой диагностики авторы положили особенности строения нижнечелюстной кости и зубов (короткая и круто изогнутая диастема, резко выраженный нижний массетерный гребень, двукорневой р4 без антероконулида, продольно вытянутый и суженный сзади m3). Указанные признаки не выходят за пределы фенотипической изменчивости *P. dehneli* (Sinitsa, 2009 b). Во всяком случае, известные остатки *P. moldavensis* существенно не отличаются от таковых *P. dehneli* из Węże 1, Węże 2 и Rębielice Królewskie.

Вид *P. tatareshtiensis* Lungu et Sushpanov, 1993 из русциния Молдовы (местонахождение Tátáreşti) описан по единственному фрагменту правой верхнечелюстной кости с M1–M3 (Лунгу, Шушпанов, 1993). Судя по приведенному диагнозу, описанию и изображению голотипа, данный вид достоверно не отличается от *P. dehneli* ни по морфологическим, ни по размерным показателям, и по-видимому является его синонимом.

Стратиграфическое распространение летяг рода *Pliopetaurista* на территории Украины охватывает временной промежуток от раннего валлезия (MN 9) до

первой половины русциния включительно (MN 14), общей продолжительностью более 6,5 млн. лет. Малочисленные находки составляют лишь фрагментарную картину развития рода на изучаемой территории (рис. 4). В сравнении с фауной неогена Центральной и Западной Европы видовое и количественное разнообразие представителей рода *Pliopetaurista* Украины обеднено. Редкое исключение представляет фауна Грицева, в составе которой лесные элементы териокомплекса, включая летяг, занимают доминирующее положение (Топачевский и др., 1996). Микротериокомплексы позднего валлезия (MN 10) характеризуются полным отсутствием летяг, что во многом объясняется их слабой изученностью. Отсутствуют летяги и в богатых местонахождениях валлезия Молдовы, таких как Виžог 1, Kalfa, Varnica и Kejnar (Лунгу, 1980, 1981).

Возраст		аст	Западная Европа		Цент	ральная l	Европа	Восто Средизев	очное мноморье		Восточна	я Европа	
	Вилланий	MN 16					Rebielice Królewski e Węże 2						P. dehneli
Плиоцен	Русциний	MN 15		P. dehneli			Węże 1						Tátár eşti Moscovei
	Русп	MN 14		Δ. Hautimagn e			Podlesice		P. dehneli			sb.	Тр удо- мировка Анаст а- сиевка
		MN 13							Maramena			Pliopetaurista sp.	Виногра- довка 1
		MN 12	ssana			sana		sana			cf. bressana	Новая Эметовка Новоелиза- ветовка 3	
Миоцен		MN 11	P. bressana		nanni	Eichkogel Kohfidisch		Dürzyayla G. Pressana			с: Ку банка 2 Палиев о		
	Валлезий	MN 10	Soblay			Schernham		Lefkon		  -  -  -			
	Валл	6 NW			Rudabány a Götzendorf					С.			

Рис. 4. Стратиграфическое распространение *Pliopetaurista kollmanni*, *P. bressana* и *P. dehneli* в неогене Европы.

Fig. 4. Stratigraphic distribution of *Pliopetaurista kollmanni*, *P. bressana* and *P. dehneli* in the Neogene of Europe.

Первое надежно документированное свидетельство присутствия *Pliopetaurista* в туролии Украины и Восточной Европы в целом — это малочисленные остатки *P.* сf. *bressana* из Палиево и Кубанки 2 (MN 11). Оба указанных ориктоценоза демонстрируют четко выраженный лесной элемент микротериофауны, представленный, главным образом, многочисленными насекомоядными, сонями и мышами (Sinitsa, 2008). Несколько более молодые захоронения среднего туролия, включая богатейшие в своем роде микротериокомплекы Черевичное 3, Протопоповка 3 и Егоровка 1—2 лишены каких-либо следов присутствия *Pliopetaurista* и летяг в целом. Несколько обособленно на общем фоне выглядят фауны Новоукраинки 2, Новой Эметовки и Новоелизаветовки 3, где обнаружены остатки *Pliopetaurista* sp. В последнем местонахождении, совместно с остатками *Pliopetaurista* sp., обнаружен М1—2 крупной летяги рода *Miopetaurista* Kretzoi, 1962 (вероятно — *M.* cf. *thaleri* Mein, 1970).

Обогащение фауны Pteromyinae позднего туролия Украины связано с появлением первых *P. dehneli*. Данный вид легко проходит смену фаунистических ассоциаций на границе туролий-русциний и постепенно увеличивает свою численность, пик которой приходится, очевидно, на вторую половину русциния. В захоронениях данного временного промежутка остатки *P. dehneli* являются обычным элементом микротериокомплексов. Судя по всему, одной из главных причин широкого распространения летяг в понте и киммерии стала гумидизация климата Восточной Европы (Dam, 2006), способствовавшая расширению площадей, занимаемых темнохвойными и листопадными лесами, пригодными для обитания этих специализированных грызунов.

## Выводы

- 1. Установлено, что в неогене Украины обитали следующие представители рода *Pliopetaurista*: *P. kollmanni*, *P.* cf. *bressana*, *Pliopetaurista* sp. и *P. dehneli*. Из них два первых вида ранее не отмечались на территории Восточной Европы.
- 2. Стратиграфическое распространение рода *Pliopetaurista* охватывает отрезок времени ранний валлезий ранний русциний (рис. 4).
- 3. Восточные границы распространения видов *P. kollmanni* и *P. bressana* проходили по территории современных Тернопольской и Одесской областей соответственно. В то же время ареал *P. dehneli* достигал Воронежской обл. России.
- 4. Видовые названия *P. moldavensis* и *P. tatareshtiensis* являются младшими синонимами *P. dehneli*.

Автор искренне благодарен профессору Л. И. Рековцу (Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины) за содержательный анализ рукописи и предоставленные консультации, аспиранту Института геологии и сейсмологии Академии наук Молдовы И. Никоара (г. Кишинев) за помощь в подборе печатных материалов по ископаемым летягам Молдовы, а также Е. В. Лысовой и аспиранту ННПМ НАН Украины Ю. М. Проскурняку за помощь в подготовке рукописи. Особая благодарность Ю. А. Семенову за высказанные замечания и предложения, качественно улучшившие первоначальный вариант статьи.

- *Баранова Г. И.* О находках Pliopetaurista moldavensis Baranova et Konkova 1974 (Rodentia, Pteromyidae) в средне-плиоценовых отложениях СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1975. **66**. С. 98−100. *Баранова Г. И., Конькова Н. И.* Новый вид летяги из рода Pliopetaurista Kretzoi, 1962 (Rodentia, Pteromyidae) в среднеплиоценовой фауне Молдавии : Млекопитающие позднего кайнозоя югозапада СССР. Кишинев : Штиинца, 1974. С. 91−98.
- *Лунгу А. Н.* Новые данные о фауне наземных позвоночных позднего сармата Молдавии : Четвертичные и неогеновые фауны и флоры Молдавской ССР. Кишинев : Штиинца, 1980, С. 3–8.
- *Лунгу А. Н.* Гиппарионовая фауна среднего сармата Молдавии (насекомоядные, зайцеобразные и грызуны). Кишинев : Штиинца, 1981. 140 с.
- *Лунгу А. Н., Шушпанов К. И.* Новые данные по Sciuridae и Pteromyidae (Rodentia) Позднего неогена Молдовы // Изв. АН Респ. Молдова. 1993. № 3. С. 33—37.
- *Топачевский В. А., Несин В. А.* Грызуны молдавского и хапровского фаунистических комплексов котловинского разреза. Киев: Наук. думка. 1989. 136 с.

- *Топачевский В. А., Несин А. В., Топачевский И. В., Семенов Ю. А.* Древнейшее среднесарматское захоронение мелких млекопитающих (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) в Восточной Европе // Доп. НАН України. 1996. 2. С. 107—110.
- *Топачевский В. А., Несин В. А., Чепалыга А. Л., Топачевский И. В.* Биостратиграфическое распределение местонахождений остатков мелких млекопитающих (Mammalia) в мэотисе и верхнем сармате новоелизаветовского разреза // Доп. НАН України. 2000. 11. С. 213—217.
- Bachmayer F., Wilson R. W. A second contribution to the Small Mammal Fauna of Kohfidisch. Austria // Ann. Narurhistor. Mus. Wien. 1978. 81. P. 129—161.
- Bernor R. L. et al. Recent Advances on Multidisciplinary Research at Rudab6nya, Late Miocene (MN9), Hungary: a compendium // Palaeontographia Italica, 2002. 89. P. 3–36.
- Black C. C., Kowalski K. The Pliocene and Pleistocene Sciuridae (Mammalia, Rodentia) from Poland // Acta Zool. Cracoviensia. 1974. 19 (19). P. 461—485.
- Casanovas-Villar I. The rodent assemblages from the Late Aragonian and the Vallesian (Middle to Late Miocene) of the Valles-Penedes Basin (Catalonia, Spain). Tesi doctoral. Barselona: Universitat autonoma de Barselona. 2007. 282 p.
- Dam J. A. van. Geographic and temporal patterns in the late Neogene (12–3 Ma) aridification of Europe: The use of small mammals as paleoprecipitation proxies // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 2006. 238. P. 190–218.
- Daxner-Höck G. Sciuridae aus dem Jungtertiär von Österreich // Paleont Z. 1975. 49 (1/2). P. 56—74.
   Daxner-Höck G. Flying Squirrels (Pteromyinae, Mammalia) from the Upper Miocene of Austria // Ann.
   Narurhistor. Mus. Wien. 2004. 106 (A). P. 387—423.
- De Bruijn H. Sciuridae, Petauristidae and Eomyidae (Rodentia, Mammalia) // The Vertebrate Locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian-Ruscinian Boundary (Neogene) / N. Schmidt-Kittler. München: Miinchner Geowiss. Abh. 1995. 28 (A). P. 87–102.
- De Bruijn H. Superfamily Sciuroidea // The Miocene Land Mammals of Europe / W. Rosser, K. Heissig München, 1999. P. 271–280.
- Franzen J. L., Storch G. Die unterpliozane (turolische) Wirbeltierfauna von Dorn-Durkheim, Rheinhessen (SW-Deutschland).
   1, Entdeckung, Geologie, Mammalia: Carnivora, Proboscidea, Rodentia. Grabungsergebnisse
   1972–1973 // Senckenbergiana Lethaea. 1975. 56 (4–5). P. 233–303.
- Garcia-Alix A., Minwer-Barakat R., Martín-Suárez E., Freudenthal M. New data on Mio-Pliocene Sciuridae (Rodentia, Mammalia) from southern Spain // C. R. Palevol. 2007. 6. P. 269—279.
- Kretzoi M., Fejfar O. Sciurids and Cricetids (Mammalia, Rodentia) from Rudabánya // Palaeontographia Italica, 2004. — 40. — P. 133–149.
- *Mein P.* Les Sciuroptères (Mammalia, Rodentia) néogenes d'Europe occidentale // Geobios. 1970. 3 (3). P. 7–77.
- Nesin V. A., Nadachowski A. Late Miocene and Pliocene small mammal faunas (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) of Southeastern Europe // Acta Zool. Cracov. 2001. 44 (2). P. 107—135.
- Popov V. V. Pliocene small mammals (Mammalia, Lipotyphla, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) from Muselievo (North Bulgaria) // Geodiversitas. — 2004. — 26 (3). — P. 403—491.
- Qiu Z. The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in inner Mongolia (Nei Mongol), China.
  8. Sciuridae (Rodentia) // Senckenb. Lethaea. 1991. 71 (3/4). P. 223—255.
- Qiu Z., Li Q. Late Miocene micromammals from the Qaidam basin in the Qinghai-Xizang plateau // Vertebrata PalAsiatica. 2008. 10. P. 284—306.
- Sinitsa M. V. A new small mammal fauna from the Lower Turolian (MN 11) of the Southern Ukraine: Materialele simpozionului jubiliar internațional "Mediul și dezvoltarea durabilă". Chișinău: Labirint. 2008. P. 181–182.
- Sinitsa M. V. Neogene Flying Squirrels (Pteromyinae, Mammalia) of Ukraine: Konferencja Paleontologiczna, Kregowce Kopalne Morfologia, Systematyka, Ewolucja. Wrocław: Wydawnictwo DN, 2009. P. 53.
- Sulimski A. Pliocene Lagomorpha and Rodentia from Węże 1 (Poland) // Acta Paleontol. Polonica. 1964. 9 (2). P. 149—262.
- Vangengeim E. A., Pevzner M. A., Tesakov A. S. Chronological Relationship of Pliocene Deposits in Fluviatile Plains between the Prut and Southern Bug Rivers // Stratigraphy and geological correlation. — 1995. — 3 (1). — P. 54–64.